

**Elevage de deux races de *Tenebrio molitor* L.
(Insecte Coléoptère Tenebrionidae)
dans une série de farines de céréales**

par JEAN LECLERCQ

(Université de Liège, Institut Léon Fredericq, Laboratoire de Biochimie) (*)

RÉSUMÉ

Des larves de *Tenebrio molitor* (races F et G) ont été élevées individuellement, « ab ovo », à 27° C et 75 % H. R., dans différentes farines de céréales. Les résultats obtenus ont été comparés à ceux que fournirent des élevages similaires entrepris par N. MAGIS (1954) avec trois espèces de *Tribolium*, et à ce qui fut obtenu (J. LECLERCQ, 1950, 1955) en élevant les mêmes races de *Tenebrio* en colonies dans la farine de froment.

L'ordre dans lequel on peut classer les céréales en fonction de leur valeur nutritive diffère suivant : a) l'espèce (*Tenebrio* ou *Tribolium*) et la race (F ou G), et b) le critère envisagé (durée du développement, poids nymphal, ou mortalité). Les céréales les plus favorables sont les froments, la grosse avoine (à faible taux cellulosique) et les orges commerciaux (infestés de *Calandra*). Les orges indemnes de *Calandra*, les avoines à forte teneur cellulosique, et le millet sont peu favorables. Aucune croissance complète ne peut être obtenue avec le maïs frais, ni avec les farines de grains décortiqués (riz poli, orge perlé, avoine pelée).

Les deux races restent nettement différenciées dans toutes les conditions et leurs caractéristiques ont pu être confirmées et précisées. La qualité du régime alimentaire peut influencer la durée du développement seule, ou le poids nymphal seul, ou les deux caractères. Cette influence est différemment marquée suivant les individus. Le contrôle génétique de la durée du développement et du poids nymphal se fait d'ailleurs au moins à deux niveaux : par un système polygénique caractéristique de la race qui détermine simultanément mais approximativement les deux caractères, et par deux systèmes polygéniques indépendants déterminant l'un le poids nymphal, l'autre la durée du développement caractéristique de l'individu.

On peut supposer que les deux races de *Tenebrio molitor* diffèrent au point de vue biochimique, moins par d'éventuelles particularités dans leurs besoins nutritifs fondamentaux que par leur sensibilité propre à une série de facteurs alimentaires non essentiels, variables suivant les farines.

(*) Présenté par M. Marcel FLORKIN.

Introduction

Dans plusieurs travaux antérieurs (J. LECLERCQ, 1950, 1955 a, b, c), nous avons analysé la variabilité des caractères bionomiques (durée de la vie larvaire, poids nymphal) du *Tenebrio molitor* élevé en colonies dans de la farine de froment non blutée, à 27° C et ± 75 % humidité relative. Nous savons maintenant dans quelle mesure diffèrent et varient les deux races F et G sélectionnées à partir d'une même population dont l'élevage est assuré dans ces conditions depuis 10 ans. On sait aussi que les populations de ces races ont atteint, depuis plusieurs générations, un degré de stabilité suffisant, rendant inutiles de nouvelles opérations de sélection et permettant des comparaisons statistiquement valables.

Le but du présent travail est de comparer les mêmes caractères bionomiques dans les mêmes conditions physiques mais :

- a) dans des élevages où chaque individu est tenu isolément et dispose d'une nourriture surabondante;
- b) dans des farines de plusieurs espèces et variétés de céréales.

Les conditions d'élevage et les milieux nutritifs employés sont absolument identiques à ce qu'utilisa N. MAGIS (1954) dans une étude similaire et concomitante visant à comparer trois espèces de *Tribolium*. On pourra donc comparer nos résultats à ceux de N. MAGIS et dire notamment si l'ordre dans lequel se classent les différentes farines suivant leur valeur alimentaire est le même pour *Tenebrio* que pour l'un des trois *Tribolium* étudiés. N. MAGIS prit comme critère la durée de la vie larvaire depuis l'éclosion jusqu'à la nymphose. Pour *Tenebrio*, nous considérons en outre le poids nymphal, et dans certains cas, la croissance pondérale des larves.

Il sera donc possible de savoir si le classement des farines de céréales est le même suivant qu'on examine les résultats de la croissance sous un aspect ou sous un autre.

L'intérêt de telles recherches est triple :

- a) Elles permettent d'analyser en détail la variabilité de la croissance des souches utilisées dans des conditions bien définies, sans interférence des effets éventuels de la compétition entre individus, du cannibalisme ou de la sous-alimentation.
- b) Elles doivent fournir des tables de référence pour comparer la croissance chez un animal devenu particulièrement intéressant dans les recherches de nutrition comparée. La comparaison entre

les résultats obtenus dans les divers milieux naturels et dans des milieux synthétiques permettra de formuler des hypothèses de travail utiles pour le développement des études sur la nutrition de ces insectes.

c) Elles permettent d'éclairer sur certains aspects de la valeur alimentaire relative des farines comparées, lesquelles présentent toutes un intérêt économique et agronomique. On peut difficilement comparer la valeur de chaque céréale en expérimentant avec des Vertébrés domestiques ou de laboratoire, parce que ceux-ci exigent toujours d'autres constituants dans leur régime, au moins lors des phases initiales de leur croissance. L'avantage des Ténébrionides considérés réside précisément dans le fait que leurs besoins nutritifs fondamentaux sont aussi bien connus que ceux des Vertébrés et que leur régime peut consister de farines de céréales, à l'exclusion de tout autre produit.

Méthodes

Toutes les larves ont été élevées isolément et « ab ovo » dans des tubes contenant 5 grammes de farine fraîche, non tamisée, finement moulue, préparée à partir de grains entiers. Sauf pour l'orge et l'avoine (grains vêtus), nous avons utilisé des grains nus, sans glume, ni glumelles (dans le cas de l'épeautre et de l'engrain, les grains ont été séparés des glumelles un par un). Pour l'orge et l'avoine (grains à glumelles adhérentes), nous avons utilisé d'une part des grains entourés des glumelles et d'autre part des préparations commerciales dépourvues de glumelles (orge perlé, avoine pelée). La mouture des grains a été réalisée dans des conditions assurant l'obtention de farines présentant un degré de finesse aussi constant que possible.

Plusieurs échantillons de grains ont été mis à notre disposition par M. le Prof. E. LAROSE (Station de Recherches de l'Etat pour l'Amélioration des Plantes de Grandes Cultures, Gembloux). Les grains provenaient de la dernière récolte, n'avaient pas été traités chimiquement, et, sauf indication contraire, n'étaient ni charançonnés, ni infestés d'Insectes ou d'Acariens. La composition chimique de la plupart de nos préparations a été publiée par N. MAGIS (1954) d'après les analyses effectuées à notre intention

par M. E. MAES, directeur du Laboratoire Central du Ministère des Affaires Économiques, Bruxelles.

La liste des céréales comparées inclut un échantillon de téosinte (*Euchleana mexicana*), céréale voisine du maïs, à peu près inconnue en Europe, mais dont la composition chimique a été déterminée par I. E. MELHUS, F. AGUIRRE et N. S. SCRIMSHAW (1953). Cet échantillon, provenant du Guatemala, a été mis à notre disposition par M. le Dr. I. E. MELHUS (Iowa State College).

Les élevages se poursuivant pendant plusieurs mois à 27° C et ± 75 % H. R., on peut craindre que la composition chimique des farines se modifie à la longue, indépendamment de l'influence des vers de farine qu'on y élève. Quelques déterminations effectuées au cours des élevages font croire que ces modifications sont peu importantes. D'autre part, la nourriture a été remplacée dans quelques tubes témoins, deux ou trois fois, pendant la croissance, et aucune différence significative n'a été observée chez les larves soumises à ce traitement. Ces contrôles n'ont cependant eu pour but que de faire éviter la méconnaissance d'une grave erreur systématique; il est possible qu'en procédant à un renouvellement fréquent et systématique des nourritures dans une étude où l'incidence de ce facteur serait spécialement recherchée, on trouverait de légères différences avec les résultats consignés ci-après.

Vu la longue durée des expériences, une précaution supplémentaire, peut-être inutile, a été prise : chaque tube d'élevage a été changé de place fréquemment, dans les étuves. On peut donc admettre que les résultats n'ont pas été influencés par d'éventuelles différences dans les conditions microthermiques ou dans les conditions d'aération et d'humidification des différentes parties des étuves.

La durée des développements larvaires a été déterminée pour chaque larve à 1-2 jours près. Les poids nymphaux ont été déterminés en pesant les nymphes fraîchement formées à 0.5 mg près. Le sexe des individus n'a pas été déterminé, mais comme les sexes ne présentent des différences sous les rapports considérés, que si on compare des moyennes calculées pour des nombres considérables d'individus (J. LECLERCQ, 1948), on peut admettre que ces différences n'ont pu diminuer la valeur comparative des résultats.

I. — Variabilité dans les élevages nourris de farine de froment ou de farine d'orge commercial

Il s'agit des régimes qui ont fait l'objet des plus grands nombres d'observations. La farine de froment a été préparée à partir de plusieurs échantillons achetés dans le commerce, indemnes de *Calandra*, et comparables à ceux qui ont été employés pour l'élevage des populations de *Tenebrio* depuis 1946.

La farine d'orge a été préparée à partir d'orges entourés de la glumelle adhérente et achetés dans le commerce. Il s'est avéré que dans tous ces échantillons, un certain nombre de grains sont infestés par une jeune larve de *Calandra*. Il est bien connu que les grains d'orge ordinaire sont généralement vendus dans cette condition; c'est pourquoi on n'entrepose jamais des grains d'orge pendant de longues périodes et qu'on veille habituellement à moudre les orges destinés à l'alimentation des porcs avant que les adultes de *Calandra* ne sortent des grains. La farine utilisée est donc comparable aux farines d'orge utilisées ordinairement dans l'alimentation porcine.

Les résultats de ces élevages sont présentés dans leur détail dans les Tableaux I-IV. Les figures 1-2 les résument graphiquement.

Commentaires

Examinons d'abord, synoptiquement, les figures 1-2 et les moyennes des Tableaux I-IV, et comparons-les à ce qui fut obtenu en élevant des larves dans de la farine de froment, mais en colonies, toutes les autres conditions étant identiques (voir surtout : J. LECLERCQ, 1955a, fig. 3-4 et Tableau III; 1955b, Tableaux I-II, colonnes « Témoins »).

1. Toutes les courbes de fréquence se distribuent suivant le mode gaussien.
2. Aucune valeur enregistrée pour des larves élevées isolément ne sort des limites spécifiques ou raciales observées précédemment dans des élevages en colonies. Il se confirme donc que les minima et maxima spécifiques et raciaux du poids nymphal et les minima spécifiques et raciaux de la durée des états larvaires sont fixes, l'échelle de variabilité restant une constante spécifique ou raciale, indé-

TABLEAU I
Durée de la vie larvaire et poids nymphal

Individus de la Race F élevés isolément dans de la farine de froment commercial. (Cinq séries d'élevages. — Les individus sont classés du plus hâtif au plus tardif, le poids nymphal correspondant étant indiqué sur la même ligne).

N = nombre d'individus
M = moyenne arithmétique ± σ_m

Epo- que des Pontes	Durée de la vie larvaire (en jours)	Poids nym- phal (en mg)	Epo- que des Pontes	Durée de la vie larvaire (en jours)	Poids nym- phal (en mg)	Epo- que des Pontes	Durée de la vie larvaire (en jours)	Poids nym- phal (en mg)											
mars 1951	74	130	mai 1951	102	95	fé- vrier 1952	113	117											
	78	115		119	125		116	102											
	84	144		125	122		126	98											
	85	110		161	143		130	140											
	90	107		N	4		4	134	120										
	91	130						134	130										
	92	120						M	127	121	150	123							
	93	127									157	146							
	95	138									163	121							
	96	142		182	178														
	98	114		jours ± 11	mg ± 9		N				10	10							
	98	143						M	140	127									
	104	116											juil- let 1951	88	93	jours ± 7	mg ± 7		
	107	142																90	116
	108	140																109	128
	110	145		112	142														
	111	135		120	121														
	113	158		120	100														
	114	113		130	113														
	121	135		133	97														
	128	159		141	139														
	133	115		147	118														
	135	167		154	139														
	140	151		155	121														
	144	156		157	118														
150	156	174	106																
183	142	N	14	14	N	18													
183	151						M	130	118	mg ± 4									
N M	29 112 jours ± 5										29 135 mg ± 3	jours ± 7	152	123	154				
																156	154		
																158	101		
		161	144																
		168	122																
168	130	N M	18	127	mg ± 5														
N M	142 jours ± 4					18	18												

Nombre total d'individus : 75
Durée moyenne de la vie larvaire : 127 jours
Poids nymphal moyen : 128 mg

TABLEAU II
Durée de la vie larvaire et poids nymphal

Individus de la Race G élevés isolément dans de la farine de froment commercial. (Quatre séries d'élevages. — Les individus sont classés du plus hâtif au plus tardif, le poids nymphal correspondant étant indiqué sur la même ligne).

N = nombre d'individus
M = moyenne arithmétique ± σ_m

Epo- que des Pontes	Durée de la vie larvaire (en jours)	Poids nym- phal (en mg)	Epo- que des Pontes	Durée de la vie larvaire (en jours)	Poids nym- phal (en mg)	Epo- que des Pontes	Durée de la vie larvaire (en jours)	Poids nym- phal (en mg)	
juin 1951	172 177 180 188 197	176 208 175 185 192	mars 1952	101	157	sep- tem- bre 1952	157	171	
				141	194		159	151	
				154	207		160	132	
				167	240		164	170	
				170	211		164	187	
	180	171		171	203				
	N	5		5	183		199	176	199
					187		178	183	178
					193		176	190	162
					194		198	194	198
					196		195	202	178
	M	183		187	196		227	213	179
					198		172	215	158
					199		186	216	174
					200		160	220	147
203			214		236	128			
février 1952	137 150 166 193 203 224 242 245 250 319	166 177 187 223 221 226 165 181 200 230	N M	200	214	N M	220	165	
				204	207		215	158	
				208	150		210	162	
				209	189		210	215	
				210	162		214	171	
				214	201		228	201	
				214	171		228	201	
				214	171		228	201	
				214	171		228	201	
				214	171		228	201	
N M	10 213 jours ± 16	10 197 mg ± 8	24	24	17	17			
			189	191	197	169			
			jours	mg	jours	mg			
			± 5	± 5	± 10	± 5			
			± 16	± 8	± 10	± 5			

Nombre total d'individus : 56
Durée moyenne de la vie larvaire : 195 jours
Poids nymphal moyen : 185 mg

TABEAU III
Durée de la vie larvaire et poids nymphal

Individus de la **Race F** élevés isolément dans de la farine d'orge commercial.
(Cinq séries d'élevages. — Les individus sont classés du plus hâtif au plus tardif,
le poids nymphal correspondant étant indiqué sur la même ligne).

N = nombre d'individus
M = moyenne arithmétique ± σ_m

Epo- que des Pontes	Durée de la vie larvaire (en jours)	Poids nym- phal (en mg)	Epo- que des Pontes	Durée de la vie larvaire (en jours)	Poids nym- phal (en mg)	Epo- que des Pontes	Durée de la vie larvaire (en jours)	Poids nym- phal (en mg)						
juillet 1951	108	119	août 1951	117	121	sep- tem- bre 1952	93	107						
	109	104		141	133		95	118						
	118	119		154	122		102	124						
	122	116		161	112		105	132						
	128	109		167	88		107	124						
	131	108		188	106		107	149						
	134	101		N	6		6	111	133					
	134	119						112	104					
	136	109	M					155	114	112	157			
	139	123								114	150			
	143	107								jours ± 9	mg ± 6	115	126	
	145	129										128	148	
	151	123		128	157									
	153	121		133	100									
	159	101	147	128										
	161	104	149	133										
	166	118	fé- vrier 1952			N	16	16						
	173	98					M	116	jours ± 4	mg ± 4	131	102		
	175	93									99	95	104	126
	175	93									103	105	104	140
176	68	103									133	104	126	
187	94	104									120	113	126	
208	70	104				140					115	94		
217	80	jan- vier 1953						N	99	102				
229	82								104	126	104	96		
231	100								115	94	104	112		
240	95								119	133	126	101		
264	79	122				129	140	112	140	126				
N M	29	29	N M	10	10	N	9	9						
	163	103		111	119		175	131						
	jours ± 7,5	mg ± 3		jours ± 3	mg ± 5		jours ± 3	mg ± 5						
N M			N M			N M	9	9						
									130 jours ± 8	114 mg ± 4				

Nombre total d'individus : 70
Durée moyenne de la vie larvaire : 140 jours
Poids nymphal moyen : 114 mg

TABEAU IV
Durée de la vie larvaire et poids nymphal

Individus de la **Race G** élevés isolément dans de la farine d'orge commercial.
(Quatre séries d'élevages. — Les individus sont classés du plus hâtif au plus tardif,
le poids nymphal correspondant étant indiqué sur la même ligne).

N = nombre d'individus
M = moyenne arithmétique ± σ_m

Epo- que des Pontes	Durée de la vie larvaire (en jours)	Poids nym- phal (en mg)	Epo- que des Pontes	Durée de la vie larvaire (en jours)	Poids nym- phal (en mg)	Epo- que des Pontes	Durée de la vie larvaire (en jours)	Poids nym- phal (en mg)					
août 1951	143	174	fé- vrier 1953	157	176	sep- tem- bre 1952	121	188					
	150	153		170	192		140	181					
	150	172		177	179		140	188					
	154	189		192	177		142	202					
	171	89		192	190		151	162					
	180	124		195	190		151	176					
	180	163		211	240		153	193					
	208	101		212	189		153	205					
	N M	8		8	212		190	154	162				
		167		146	215		220	154	172				
		jours ± 7		mg ± 12	220		209	154	198				
		février 1952		13 201 jours ± 7	13 201 mg ± 10		229	229	156	229			
236			229			159	139						
N M	9 174 jours ± 19.5	9 182 mg ± 5	N M	13 201 jours ± 7	13 201 mg ± 10	163	157						
						165	207						
						175	103						
						175	159						
						176	163						
						183	174						
						186	210						
						201	123						
						212	181						
						N M			N M			22	22
												162 jours ± 4.5	176 mg ± 6

Nombre total d'individus : 52
Durée moyenne de la vie larvaire : 175 jours
Poids nymphal moyen : 178 mg

FIG. 5. DURÉE DE LA VIE LARVAIRE
(en jours) (intervalles de classe : 20 jours)

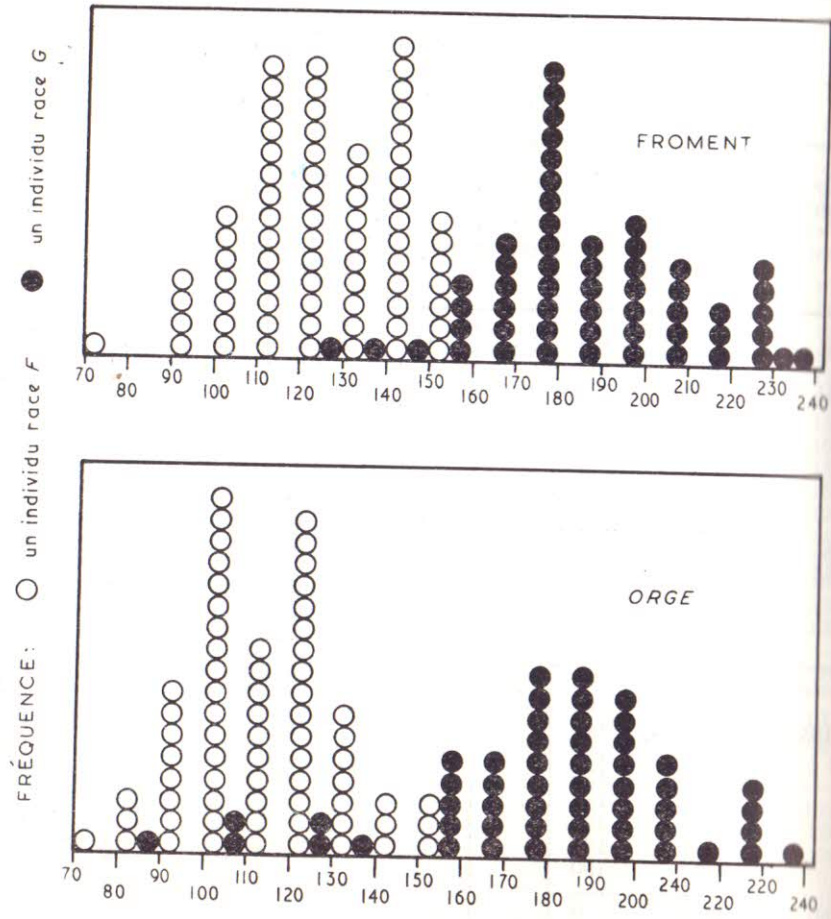


FIG.1 POIDS DES NYMPHES (mg.) (intervalles de classe : 10 mg.)

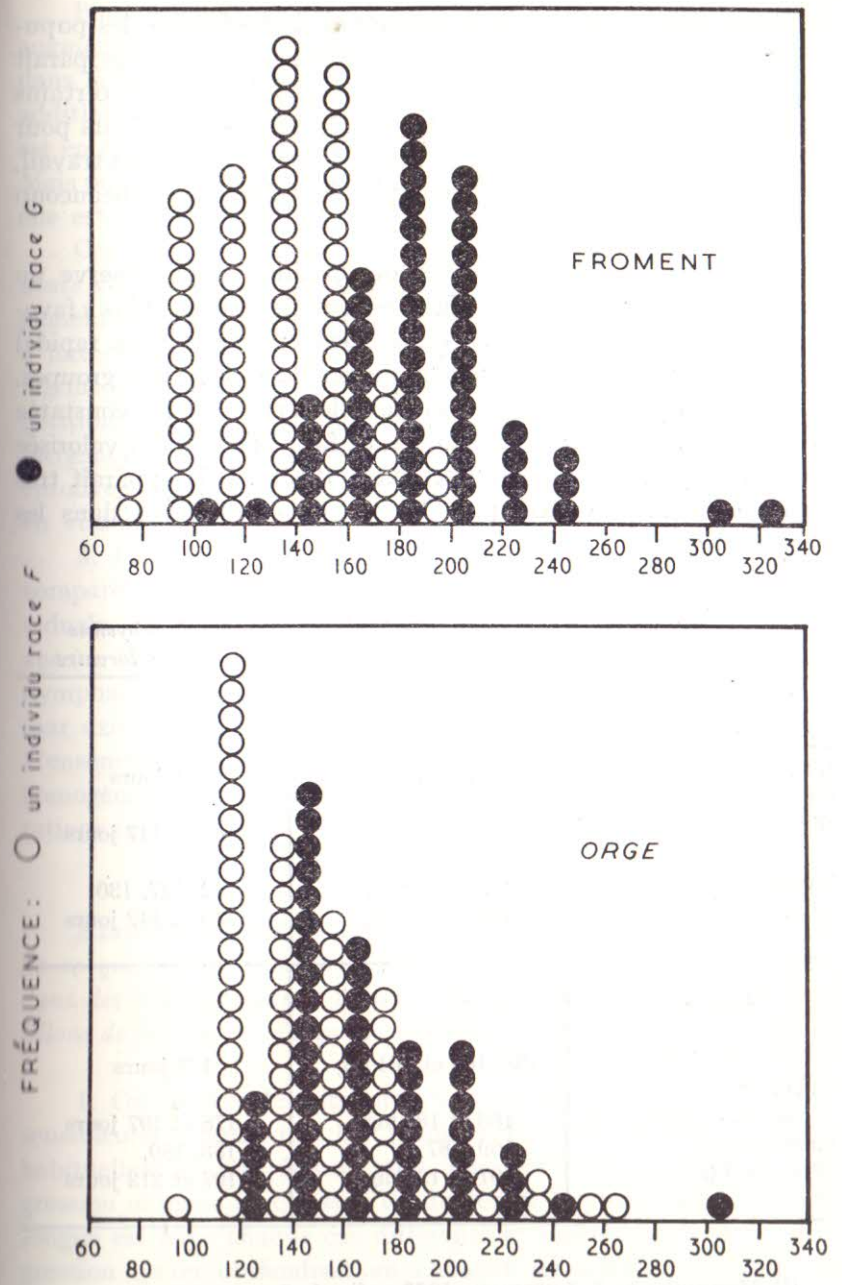


FIG.2 DURÉE DE LA VIE LARVAIRE (en jours) (intervalles de classe : 20 jours)

pendante des conditions de nourriture et de la densité des populations. Seul, le maximum de la durée des états larvaires paraît échapper à cette constance : il atteint 285 jours dans certains élevages en colonies (1955a, Tableau III), il atteint 332 jours pour une larve élevée isolément dans la farine de froment (présent travail, Tableau II), et nous rapporterons plus loin des valeurs beaucoup plus élevées encore.

3. Entre ces limites raciales ou spécifiques, on observe un décalage systématique des fréquences vers des valeurs plus « favorables » (poids nymphal plus élevé, développement plus rapide) quand on élève les larves isolément au lieu de les élever en groupes. Or cette modification est très comparable à celle qui fut constatée en nourrissant des larves en colonies, de farine de froment valorisée par l'addition de levure (J. LECLERCQ, 1955b). Cela apparaît très clairement quand on compare les moyennes obtenues dans les différents cas :

	Poids nymphal moyen	Durée moyenne de la vie larvaire
Race F.		
en colonies (Froment) (1) (2)	94, 97, 100, et 100 mg	153 jours
en colonies (Froment + Levure) (2)	119 et 127 mg	138 et 147 jours
larves isolées (Froment) (3)	118, 121, 127, 127 et 135 mg	112, 127, 130, 140 et 142 jours
Race G.		
en colonies (Froment) (1) (2)	138, 160 et 161 mg	178 jours
en colonies (Froment + Levure) (2)	186 et 189 mg	178 et 197 jours
larves isolées (Froment) (3)	169, 187, 191 et 197 mg	183, 189, 197 et 213 jours

(1) Moyennes de J. LECLERCQ, 1955 a, fig. 1, 2.

(2) Moyennes de J. LECLERCQ, 1955 b, pp. 54, 56.

(3) Moyennes des Tableaux I et II du présent travail.

Pour les deux races, les poids nymphaux moyens sont donc augmentés de la même façon que l'on élève chaque larve isolément dans la farine de froment ou en colonies recevant la même farine additionnée de levure. Pour la race F, la durée de la vie larvaire est en outre raccourcie de la même façon dans les deux conditions. Mais pour la race G, la durée de la vie larvaire n'est pas raccourcie, elle est peut-être même allongée, sous l'influence de ces facteurs.

Ces constatations sont intéressantes car elles ramènent l'incidence du facteur « population » (compétition entre individus, dérangements mutuels) à une simple question de régime, en l'occurrence à une carence qui est guérie si les individus disposent soit d'un régime optimum, soit d'une nourriture surabondante sans compétition. On peut croire que les larves élevées en groupe trouvent facilement de quoi satisfaire leurs besoins énergétiques mais éprouvent certaine difficulté à satisfaire leurs besoins optimum en vitamines.

4. Les deux races sont mieux caractérisées encore quand on compare les résultats qu'elles fournissent dans les élevages individuels. La race F compte moins de retardataires (par exemple aucune larve ne requiert plus de 183 jours pour atteindre le stade nymphal). La race G produit moins de nymphes de poids faible (par exemple aucune de ses nymphes ne pèse moins de 128 mg). L'ensemble des valeurs se distribue donc suivant un mode plus homogène, plus typiquement gaussien, admettant moins d'aberrations individuelles.

Examinons ensuite le détail des Tableaux I-IV en tenant compte de ce que chaque tableau présente des séries de résultats obtenus dans des élevages réalisés à des moments différents, avec des échantillons de froment ou d'orge nécessairement différents.

1. On observe de suite que les durées de la vie larvaire varient sensiblement plus que les poids nymphaux (erreur standard habituellement plus élevée, etc.). Mais on note aussi que la progression obtenue en classant les durées de la plus courte à la plus longue est dans chaque cas différente et indépendante de la progression qu'on obtiendrait en classant les poids nymphaux du plus faible au plus élevé. Aucun calcul de corrélation n'est nécessaire pour affirmer que les deux critères sont indépendants dans

l'immense majorité des cas. Cela veut dire que *les facteurs génétiques qui déterminent le poids nymphal en fonction du régime, sont pour une grande part différents de ceux qui déterminent la durée de la vie larvaire.*

2. Les résultats obtenus avec la même race, à des moments différents, peuvent être assez différents. Trois causes d'erreur pourraient entrer en ligne de compte : a) le hasard des variations individuelles au sein de la même race, b) des différences entre les échantillons de grains utilisés à des moments différents, et c) des différences entre la croissance des larves en rapport avec l'époque de l'année.

La sommation saisonnière des données réunies à l'occasion d'élevages en colonies (J. LECLERCQ, 1955a) avait fait admettre la possibilité que la durée de l'état larvaire soit plus longue lorsque les œufs ont été pondus au printemps. Les différentes moyennes des Tableaux I-IV ne confirment pas cette possibilité, mais elles ne permettent pas non plus d'exclure l'hypothèse d'une différence saisonnière, laquelle n'apparaîtrait qu'en comparant un nombre beaucoup plus élevé de valeurs.

Vu la variabilité habituelle au sein d'une même série d'élevages, entrepris avec le même échantillon de farine et avec des larves écloses au même moment, il est certain que le hasard de la constitution génétique des séries de larves intervient dans l'explication des différences observées. Il est aussi probable que les différents échantillons de grains présentent des compositions suffisamment variables pour produire des effets se traduisant par de légères différences entre les moyennes.

3. Les résultats obtenus avec la farine d'orge sont plus variables que ceux obtenus avec la farine de froment. On peut cependant conclure que la farine d'orge est généralement un peu moins favorable que la farine de froment (nymphe de poids inférieur). Une différence supplémentaire entre le comportement des deux races peut être relevée et tenue pour statistiquement significative : *les durées moyennes de la vie larvaire dans l'orge sont plus longues que dans le froment pour la race F ; c'est l'inverse pour la race G.*

II. — Croissance pondérale des larves nourries de farine de froment ou de farine d'orge commercial

La plupart des séries d'élevages mentionnés dans les Tableaux I

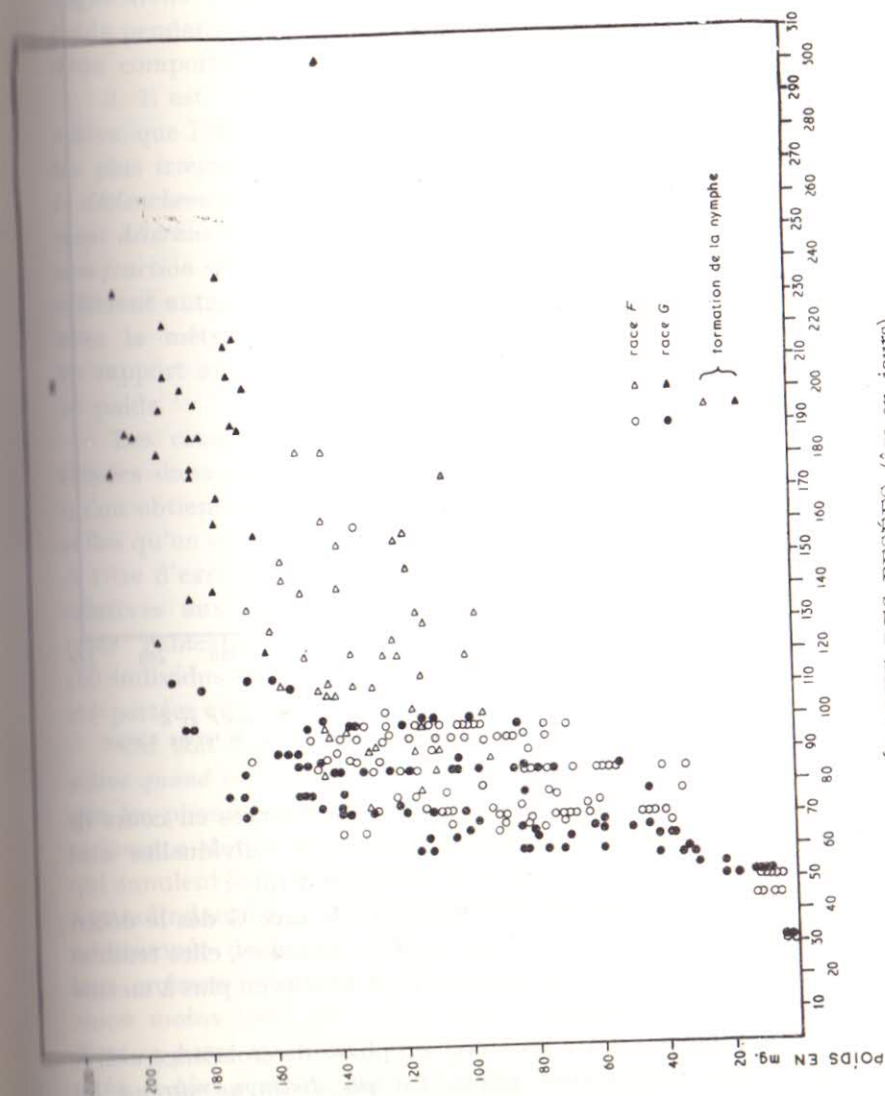


FIG 3 Croissance pondérale des larves de race F et G élevées isolément dans le farine de froment.

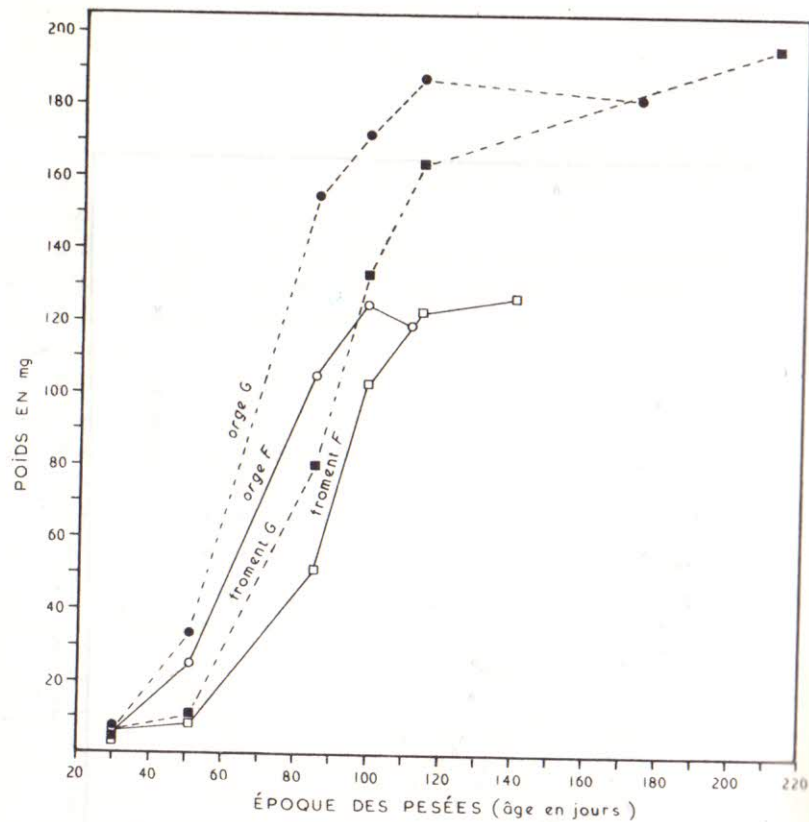


FIG 4 Courbe de croissance pondérale des larves de race F et G élevées isolément dans la farine de froment ou la farine d'orge

et II ont fait l'objet de pesées intéressant les larves en cours de croissance. Les résultats de toutes ces pesées individuelles sont portés en graphique sur la figure 3. Il apparaît que :

1. Les larves de la race F diffèrent de la race G dès le début de leur croissance active. Dès les premières semaines, elles tendent à peser moins et cette différence se marque de plus en plus à mesure que progresse la croissance.

2. La différence entre les larves en phase de croissance active est cependant relativement faible. Ce qui distingue surtout les deux races, c'est leur comportement après les dix premières semaines. Les larves de la race F s'arrêtent bientôt de grandir et forment leur nymphe après une période « prénymphe » relativement brève. Les larves de la race G continuent à croître activement jusqu'au

delà de la quinzième semaine, et forment leur nymphe après une période « prénymphe » très variable, au cours de laquelle les comportements individuels sont très différents : certains individus augmentent leur poids sans discontinuer, d'autres perdent du poids pendant de longues semaines, d'autres encore adoptent les deux comportements, alternativement.

3. Il est donc évident que c'est après la croissance pondérale active, que *Tenebrio molitor* présente les comportements individuels les plus irréguliers et les plus variables. On voit clairement que le déclenchement de la métamorphose n'est pas directement et simplement déterminé par l'âge des larves, ou par leur poids, ni même par une fonction simple des deux. On peut donc croire que les deux races diffèrent autant par les particularités endocrinologiques en rapport avec la métamorphose que par les particularités métaboliques en rapport avec leur croissance pondérale et ses coordonnées âge et poids.

Les constatations précédentes valent aussi pour les larves élevées dans la farine d'orge commercial. Toutefois, les courbes qu'on obtient dans cette condition diffèrent systématiquement de celles qu'on obtient avec des élevages nourris de farine de froment. A titre d'exemple, comparons les courbes de croissance pondérale relatives aux séries d'élevages mises en train en février 1952 (voir Tableaux I-IV); les moyennes obtenues pour ces séries (10 individus dans chaque cas, éclos ensemble le même jour) ont été portées en graphique sur la figure 4.

On voit que les deux races font une croissance pondérale plus active quand on les nourrit de farine d'orge. Mais l'orge ne favorise que les phases initiales de la croissance : la dernière phase de la croissance dans l'orge est caractérisée par des pertes de poids qui annulent le bénéfice acquis initialement. Les larves commencent à grandir dans l'orge de la même façon que dans la farine de froment additionnée de levure (régime optimal) mais elles y terminent leur croissance comme si elles avaient été nourries de froment, sinon moins bien, du moins sous le rapport du poids nymphal. Tout se passe comme si l'orge commercial était une nourriture plus riche et plus complète que le froment, mais s'appauvissait ensuite, ou bien ne contenait pas en suffisance des constituants requis pour maintenir la croissance au rythme commencé.

Enfin, pour souligner combien les relations entre les *Tenebrio* et les farines sont complexes, rappelons que les adultes préfèrent

la farine d'orge à la farine de froment, et pondent plus d'œufs dans la première des céréales (J. LECLERCQ, 1953).

III. — Influence de l'entreposage des grains

Nous avons supposé précédemment que certains résultats pourraient différer en fonction de la composition particulière des échantillons de grains utilisés pour préparer les farines. Afin de rechercher l'importance que pourrait avoir ce facteur, nous avons entreposé de la farine fraîche de froment commercial pendant 3 mois, dans une chambre froide à $\pm 2^{\circ}$ C, puis cette farine a été utilisée pour réaliser des élevages de larves de race F, dans les conditions habituelles. Cette farine étant la même, initialement, que celle qui a permis la dernière série d'élevages mentionnée dans le Tableau I (septembre 1952), on aurait obtenu une durée moyenne de la vie larvaire de l'ordre de 142 jours et un poids nymphal moyen de l'ordre de 127 mg, si l'entreposage à froid n'avait pas eu lieu. Or les moyennes calculées avec 23 observations, se sont élevées à :

durée de la vie larvaire : 180 jours (min. : 98, max. : 247)
poids nymphal : 112 mg (min : 81, max. : 155).

On peut donc conclure que l'entreposage de la farine de froment, dans les conditions précitées, modifie sérieusement la valeur nutritive de la farine. Cette modification rend la durée de la vie larvaire beaucoup plus longue et diminue sensiblement le poids nymphal. Comme les élevages ont été réalisés dans les mêmes conditions hygrométriques, il faut exclure l'influence du taux d'hydratation de la farine et admettre que le vieillissement des farines change leur composition en facteurs de croissance.

Ce qui précède justifie donc la précaution qui a été prise pour les élevages dont il sera question plus loin et qui ont été réalisés avec des grains frais n'ayant subi aucun entreposage préalable.

Elevage de deux races de *Tenebrio molitor* L. (Insecte Coléoptère Tenebrionidae) dans une série de farines de céréales (2^{ème} partie)

par JEAN LECLERCQ

(Université de Liège, Institut Léon Fredericq, Laboratoire de Biochimie) (*)

IV. — Elevages permettant de comparer la valeur nutritive des céréales usuelles

Les résultats de ces élevages sont présentés dans les Tableaux V et VI. Le Tableau V réunit les données relatives à la durée de la vie larvaire et donne le taux de mortalité. Le Tableau VI réunit les données relatives au poids nymphal et rappelle pour les besoins de la comparaison, les moyennes de la durée de la vie larvaire déjà présentées au Tableau V. Dans chaque cas, les céréales ont été citées de la moins favorable à la plus favorable pour la race F. Les erreurs standard n'ont pas été signalées pour ne pas charger les tableaux, il suffit de rappeler qu'elles varient entre ± 3 et ± 15 et qu'il faut tenir compte de ce degré de variabilité pour apprécier la signification des différences. En général, la différence entre deux moyennes est dépourvue de signification statistique concluante si elle n'atteint pas au moins 15 mg pour le poids nymphal et 18 jours pour les durées.

Commentaires

1. CÉRÉALES INSUFFISANTES

Aucune larve n'a réussi à produire une nymphe dans les farines de riz poli, maïs, orge perlé, avoine pelée et une seule a fourni une nymphe dans la farine de téosinte. Ces déficiences s'expliquent facilement par la carence en vitamines des céréales en question.

(*) Présenté par M. Marcel FLORKIN.

TABLEAU V

Durée de la vie larvaire et mortalité

Individus des Races F et G élevés isolément dans diverses farines de céréales

	Race F					Race G				
	Mortalité %	Nombre de nymphes	Durée de la vie larvaire (en jours)			Mortalité %	Nombre de nymphes	Durée de la vie larvaire (en jours)		
			Mini-mum	Maxi-mum	Moy-ennes			Mini-mum	Maxi-mum	Moy-ennes
Riz poli (1)	100	0	—	—	—	100	0	—	—	—
Mais (2)	100	0	—	—	—	100	0	—	—	—
Orge perlé (3)	100	0	—	—	—	100	0	—	—	—
Avoine pelée (4)	100	0	—	—	—	100	0	—	—	—
Téosinte (<i>Euchleana mexicana</i>)	98	1	—	—	239	100	0	—	—	—
Millet rond (<i>Panicum miliaceum</i>)	40	6	111	682	270	45	7	191	329	231
Orge d'hiver	71	4	185	457	263	64	5	147	262	184
Poulard (<i>Triticum turgidum</i>)						0	4	166	272	212
Escourgeon	70	3	188	229	209	91	1	—	—	207
Orge de printemps	69	12	130	472	198	36	7	149	193	174
Epeautre	0	18	133	234	190	24	16	157	317	192
Froment entreposé (5)	50	23	89	247	180					
Petite Avoine	46	14	131	329	171	22	31	97	287	206
Avoine blanche du Vieux Moulin	10	9	134	267	166	20	8	178	439	244
Seigle	0	12	105	214	160	16	10	135	223	178
Amidonnier (<i>T. dicoccum</i>)						0	3	168	196	177
Avoine sans enveloppe (6)	65	23	98	270	158	18	33	110	254	198
Froment d'hiver (Dir. Journée)	10	9	130	178	149	33	8	168	239	184
Froment dur (<i>T. durum</i>)	10	9	112	211	143	15	11	150	202	176
Engrain (<i>T. monococcum</i>)						0	3	161	196	175
Orge commercial (7)	33	70	93	264	140	16	52	121	300	175
Froment commercial (8)	35	75	74	183	127	29	56	101	332	195
Froment commercial (9)	18	102	168	142		10	137	319	213	
Froment commercial (10)	29	74	183	112		5	172	197	183	
Grosse Avoine (11)	15	17	91	168	126	15	17	107	204	154
Froment commercial + 5 % levure	20	16	95	165	126	18	19	151	231	204

(1) 22 essais pour la race F et 37 essais pour la race G.

(2) 20 essais pour chaque race.

(3) 10 essais pour la race F et 20 essais pour la race G.

(4) Grain entièrement nu, tel qu'il est utilisé dans l'industrie pour la fabrication des biscuits. 20 essais pour chaque race.

(5) Ayant séjourné trois mois dans une chambre à 2° C., cf. p. 313.

(6) Grain n'ayant conservé que la dernière enveloppe adhérente.

TABLEAU VI

Poids nymphaux

Individus des Races F et G élevés isolément dans diverses farines de céréales (N. B. - Voir les notes infra-paginales du Tableau V)

	Race F					Race G						
	Nombre de nymphes	Poids nymphaux (en mg)				Durée moyenne vie larvaire	Nombre de nymphes	Poids nymphaux (en mg)				Durée moyenne vie larvaire
		Mini-mum	Maxi-mum	Moy-ennes	Durée moyenne vie larvaire			Mini-mum	Maxi-mum	Moy-ennes	Durée moyenne vie larvaire	
Riz poli (1)	0	—	—	—	—	0	—	—	—	—		
Mais (2)	0	—	—	—	—	0	—	—	—	—		
Orge Perlé (3)	0	—	—	—	—	0	—	—	—	—		
Avoine pelée (4)	0	—	—	—	—	0	—	—	—	—		
Téosinte (<i>Euchleana mexicana</i>)	1	—	—	61	239	0	—	—	—	—		
Millet rond (<i>Panicum miliaceum</i>)	6	53	82	70	270	7	97	147	121	231		
Escourgeon	3	68	80	74	209	1	—	—	105	207		
Orge d'hiver	4	76	82	80	263	5	101	176	131	184		
Avoine blanche du Vieux Moulin	9	65	103	83	166	8	70	154	113	244		
Orge de printemps	12	68	132	90	198	7	128	186	155	174		
Epeautre	18	66	114	91	190	16	104	183	147	192		
Avoine sans enveloppe (6)	23	68	126	91	158	33	97	220	154	198		
Amidonnier (<i>T. dicoccum</i>)						3	151	167	159	177		
Seigle	12	80	112	106	160	10	147	213	175	178		
Froment d'hiver (Dir. J.)	9	83	141	108	149	8	179	215	188	184		
Poulard (<i>T. turgidum</i>)						4	178	201	190	212		
Froment entreposé (8)	23	81	155	112	180							
Froment dur (<i>T. durum</i>)	9	74	134	112	143	11	103	183	163	176		
Engrain (<i>T. monococcum</i>)						3	156	172	165	175		
Orge commercial (7)	70	68	157	114	140	52	89	240	178	175		
Froment commercial (10)	14	93	142	118	130	17	128	203	169	197		
Froment comm. + levure	16	88	145	123	126	19	130	240	194	204		
Petite Avoine	14	88	185	127	171	31	145	229	184	206		
Froment commercial (8)	75	93	178	128	127	56	128	240	185	195		
Grosse Avoine (11)	17	110	154	133	126	17	124	202	174	154		
Froment commercial (9)	29	107	167	135	112	10	165	230	197	213		

(7) Résultats généraux des Tableaux III et IV.

(8) Résultats généraux des Tableaux I et II.

(9) Résultats des Tableaux I et II relatifs à la série d'élevages qui fournit la moyenne la plus élevée.

(10) Résultats des Tableaux I et II relatifs à la série d'élevages qui fournit la moyenne la plus basse.

(11) Grains vêtus comme ceux de l'avoine blanche, mais variété commerciale plus grosse.

Il faut remarquer cependant que les trois espèces de *Tribolium* étudiées par N. MAGIS (1954) parvinrent à se développer dans les mêmes échantillons de riz, maïs, avoine pelée et orge perlé, ce qui fait conclure à une sensibilité bien plus grande du *Tenebrio molitor* à la déficience en vitamines de ces grains.

Les larves de *Tenebrio* ne se sont pas comportées de la même façon dans chacune des farines incapables d'assurer un développement complet. Dans la farine de *riz poli*, les larves moururent entre la première et la dixième semaine en présentant les signes caractéristiques de la carence en carnitine décrits par G. FRAENKEL (1951), J. LECLERCQ (1954) et G. FRAENKEL et PEH-I CHANG (1954). Dans la farine de *maïs*, la plupart moururent également entre la première et la deuxième semaine, mais quelques-unes survécurent beaucoup plus longtemps (jusqu'à 7 mois), ayant atteint entretemps des poids de l'ordre de 40 à 60 mg. H. LIPKE et G. FRAENKEL (1955) ont montré que la mauvaise qualité du maïs est due pour une grande part à la présence d'un facteur inhibiteur dans le germe de maïs frais. Ce facteur inhibe aussi la croissance des *Tribolium confusum* et *destructor*, mais il est sans effet sérieux sur la croissance du *Tribolium castaneum* qui admet cette céréale comme l'une des plus favorables (cf. les résultats de N. MAGIS, 1955). Quelques résultats préliminaires nous font supposer que la race F est plus sensible que la race G à ce facteur d'inhibition, tous les individus ayant survécu plus de 10 semaines et ayant atteint des poids supérieurs à 30 mg dans les expériences précitées, appartenaient à la race G. Les farines d'*orge perlé* et d'*avoine pelée* permirent quelques débuts de croissances qui amenèrent une minorité d'individus à des poids de l'ordre de 30-50 mg après 100 jours; mais ces individus moururent à leur tour, souvent en présentant des signes de carence en carnitine. Enfin la farine de *téosinte* admit aussi une forte mortalité initiale tandis que 30 à 50 % des individus survécurent de longs mois sans croître au-delà de 20-30 mg. Il fallut attendre 400 jours pour récolter le dernier cadavre larvaire dans cette céréale qui, rappelons-le, permit cependant à une seule larve de la race F de se transformer après 239 jours de vie larvaire, en une nymphe minuscule (61 mg) qui livra un adulte anormal. La farine de *téosinte* a donc fourni des résultats un peu moins défavorables que ceux de la farine de maïs, on peut croire qu'elle ne contient pas, sinon moins du facteur inhibiteur spécifique propre aux maïs.

2. MORTALITÉ

Il est exceptionnel que toutes les larves mises en élevage dans un milieu si favorable qu'il soit, parviennent toutes au stade nymphal. Il faut tenir compte de la « mortalité précoce » qui élimine toujours un certain nombre d'individus avant la 3^e ou la 4^e semaine. L'importance de cette mortalité précoce, inévitable, varie entre 10 et 35 % suivant les pontes; elle est peut-être due à une infection bactérienne, mais elle ne paraît pas en rapport avec la qualité du régime. On ne peut donc attribuer une signification au fait que la mortalité est de 0 ou 10 % dans certains régimes, tandis qu'elle est de 20 ou 30 % dans d'autres.

Après élimination de ces taux de mortalité sans signification, on peut classer comme suit les différentes préparations utilisées :

Céréales	Mortalité	
	Race F	Race G
orge d'hiver	71 %	64 %
escourgeon	70 %	91 %
orge de printemps	69 %	36 %
avoine sans enveloppe	65 %	18 %
avoine petite	46 %	22 %
millet rond	40 %	45 %
(froment stocké	50 %	—)
(autres céréales	0 à 35 %	0 à 33 %)

La conclusion indubitable de ce relevé est que *les farines d'orges* (orge d'hiver, de printemps et escourgeon) *ne permettent qu'à une minorité de larves des deux races d'effectuer une croissance complète*, résultat curieusement différent de celui qu'apporta précédemment l'utilisation de farines d'orge commercial. D'autre part, le *millet* et certains échantillons d'*avoine* assurent difficilement la survie de plus de 50 % des larves, tandis que les céréales panifiables habituelles sont toujours très favorables.

L'augmentation du taux de mortalité dans certaines farines ne peut qu'avoir une incidence parasite sur la valeur comparative

des autres résultats. On peut supposer que cette mortalité accrue réalise une sorte de sélection en faveur des individus les plus résistants, en l'occurrence ceux qui croîtraient le mieux et le plus vite dans toute condition. C'est là un aspect particulier de la difficulté permanente, inhérente aux statistiques biologiques. Il faut en tenir compte en comparant les moyennes des Tableaux V et VI. En toute logique, si deux régimes fournissent deux moyennes identiques, le premier avec une mortalité normale, le second avec une mortalité accrue, il faut conclure que le deuxième présente une moyenne forcée par suite de l'élimination des sujets vulnérables; ce régime doit donc être tenu pour probablement moins favorable que le premier, même sous le rapport du critère faisant l'objet de ces moyennes.

3. DURÉE DE LA VIE LARVAIRE

a) Les valeurs extrêmes

Les développements les plus rapides ont pris 74 jours (froment commercial) pour la rare F et 97 jours (petite avoine) pour la race G. Ces minima sont du même ordre de grandeur que les minima obtenus précédemment en élevant ces races en colonies.

Les développements les plus lents ont réclamé : pour la race F : 457 jours (orge d'hiver), 472 jours (orge de printemps), 682 jours (millet) et pour la race G : 329 jours (millet) et 439 jours (avoine blanche). Ces maxima dépassent toutes les valeurs observées dans les élevages antérieurs. Ils résultent de *comportements individuels aberrants*, car les régimes dans lesquels ils ont été observés ont permis à la majorité des sujets d'expérience d'effectuer leur développement dans des délais sans doute retardés, mais restant compris dans les normes spécifiques ou raciales. L'action retardatrice des régimes peu favorables affecte donc certains individus plus que d'autres.

De façon générale, les céréales qui ont admis les minima les plus bas sont aussi celles qui ont admis les moyennes et le maximum les plus bas. A quelques comportements individuels près, la distribution des valeurs est restée cohérente, suggérant un mode gaussien, dans chaque condition. D'un point de vue strictement statistique, certaines moyennes gagneraient cependant à être corri-

gées par élimination des valeurs individuelles aberrantes. Mais on peut redouter le caractère arbitraire de pareilles éliminations quand il s'agit de mesures faites sur des êtres vivants. De toutes façons, l'examen de moyennes corrigées ne changerait pas les conclusions suggérées par les moyennes telles quelles ⁽¹⁾.

A quelques aberrations individuelles près, la race F a présenté pour chaque condition un maximum, un minimum et une moyenne inférieurs à ce qui fut observé pour la race G, confirmant ainsi les traits généraux différenciant les deux races. Il faut cependant souligner le cas de l'*épeautre* qui constitue une exception remarquable. Voici le détail des résultats obtenus avec cette céréale :

Race F	Race G
Valeurs individuelles : 133, 133, 136, 175, 183, 186, 190, 191, 198, 198, 198, 208, 210, 214, 219, 226, 234 jours	Valeurs individuelles : 157, 158, 161, 175, 179, 179, 183, 186, 186, 189, 192, 198, 203, 207, 210, 317 jours.
Nombre d'observations : 18 Minimum : 133 jours Maximum : 234 jours Moyenne : 190 jours	Nombre d'observations : 16 Minimum : 157 jours Maximum : 217 jours Moyenne : 192 jours

Il est évident que la très grande majorité des valeurs, sinon toutes, doivent être considérées comme pouvant se présenter aussi bien pour une race que pour l'autre.

(1) A titre d'exemple, observons que les moyennes fournies par le millet sont modifiées par l'existence de deux valeurs individuelles aberrantes (111 et 682 jours) et que celle fournie par l'orge d'hiver est exagérée par l'existence d'une valeur individuelle aberrante (457 jours). Les moyennes corrigées par élimination des aberrations statistiques passent de 270 jours à 207 jours pour le millet et de 263 à 198 jours pour l'orge d'hiver. Les moyennes corrigées restent très élevées par rapport à celles fournies par les autres céréales, et il reste vrai que le millet et l'orge d'hiver sont incapables d'assurer une croissance rapide. De plus, on ne peut tenir pour un simple effet du hasard statistique que deux céréales admettant une moyenne corrigée très élevée soient aussi celles qui favorisent les maxima exceptionnellement élevés.

b) Classification des céréales basée sur la comparaison des moyennes

Les céréales ont été classées et groupées en suivant le même procédé que N. MAGIS (1955, pp. 408-409). La céréale admettant la moyenne la plus basse a été inscrite dans une case n° 1 avec les autres céréales qui fournirent une moyenne statistiquement non différente. Dès qu'une moyenne devient statistiquement différente des précédentes, elle fait ouvrir une nouvelle case (n° 2) qui est complétée à son tour par les céréales admettant une moyenne du même ordre, et ainsi de suite. Le résultat de ce regroupement est présenté dans le Tableau VII.

TABLEAU VII

Groupement des différentes céréales d'après leur valeur nutritive en rapport avec la vitesse du développement

Races F et G. (classement du groupe le plus favorable au groupe le plus défavorable)

Groupe n°	Race F	Race G
1	froment + levure, grosse avoine, froment commercial	grosse avoine
2	orge commercial, froment dur, froment d'hiver	orge de printemps, (engrain), orge commercial, froment dur, (amidonnier), seigle
3	avoine sans enveloppes, seigle, avoine blanche, petite avoine	froment d'hiver, orge d'hiver
4	froment entreposé, épeautre, orge de printemps, escourgeon	épeautre, froment commercial, avoine sans enveloppes, froment + levure
5	orge d'hiver, millet rond	petite avoine, escourgeon, (poulard), avoine blanche, millet rond
6	téosinte	
7	avoine pelée, orge perlé, maïs, riz	téosinte, avoine pelée, orge perlé, maïs, riz

L'examen de ce tableau permet de constater que l'ordre dans lequel on peut citer les différentes farines n'est pas en rapport avec la parenté botanique des céréales. Cet ordre n'est pas le même pour les deux races. Parmi les différences les plus évidentes et les plus significatives, il faut relever que :

les *orges* de première qualité (orge de printemps et orge d'hiver) se classent comme beaucoup plus favorables pour la race G ;

le *froment commercial* (avec ou sans levure) et les *avoines* de première qualité (avoine blanche et petite avoine) se classent comme beaucoup plus favorables pour la race F.

Comparons maintenant ce Tableau VII à celui que dressa N. MAGIS (1955, p. 490) pour trois espèces de *Tribolium* soumises au même type d'expérience. Les classements obtenus pour les trois *Tribolium* étaient différents et les classements obtenus pour les deux races de *Tenebrio* sont encore d'un autre type. Toutefois on peut dégager des traits communs aux trois espèces de *Tribolium* et des traits communs aux deux races de *Tenebrio* :

les trois espèces de *Tribolium* ont réussi à se développer dans le *maïs*, l'*orge perlé*, l'*avoine pelée* et le *riz*, régimes dans lesquels les *Tenebrio* ont périclité ;

les *orges* de première qualité (orge d'hiver et orge de printemps) sont relativement plus favorables pour les *Tribolium* que pour les *Tenebrio* ;

le *froment dur* est plus favorable pour *Tenebrio* que pour *Tribolium*.

On ajoutera que la farine d'*amidonnier* qui s'est révélée très défectueuse pour les *Tribolium* (surtout *castaneum*), s'est révélée de bonne qualité pour *Tenebrio* race G (malheureusement la quantité de grains d'amidonnier disponible ne fut pas suffisante pour étudier le comportement de la race F). Enfin, il semble bien que, des trois espèces de *Tribolium*, ce soit *castaneum* qui présente le comportement le plus différent de celui des deux races de *Tenebrio*.

On constate donc que les Ténébrionides inféodés aux farines amyliacées d'entrepôts se comportent différemment suivant le type de farine à leur disposition, et des différences peuvent être décelées aux différents échelons — racial, spécifique et générique — de la parenté taxonomique. Les autres Coléoptères vivant dans les farines obligeraient certainement à classer les céréales dans des ordres encore différents, ainsi que le suggèrent les différences observées par G. FRAENKEL et M. BLEWETT (1943).

Le *Stegobium paniceum* serait sans doute parmi ceux qui autorisent les classements les plus différents de ceux des Ténébrionides, puisque, suivant A. K. AZAB (1953) ses développements sont plus rapides dans la farine de maïs que dans celle d'orge ou de froment, et moins rapides dans les farines d'avoines.

4. POIDS NYMPHAUX (Tableau VI)

a) Les valeurs extrêmes

Les poids nymphaux les plus bas sont 53 mg (dans le millet) et 61 mg (dans la téosinte) pour la race F, et 70 mg (dans l'avoine blanche) et 89 mg (dans l'orge) pour la race G.

Les poids nymphaux les plus élevés sont 185 mg (dans la petite avoine) pour la race F et 240 mg (dans l'orge commercial et le froment) pour la race G.

Tous ces maxima et minima sont du même ordre de grandeur que les valeurs observées précédemment en élevant ces races en colonies.

Les poids les plus bas furent obtenus le plus souvent dans les conditions admettant aussi les maxima les plus bas. Il y eut cependant quelques exceptions :

Race F, froment entreposé,	minimum :	81 mg,	maximum :	155 mg
Race F, orge commercial,	»	68 mg,	»	157 mg
Race F, petite avoine,	»	88 mg,	»	185 mg
Race F, froment commercial,	»	93 mg,	»	178 mg
Race G, avoine blanche,	»	70 mg,	»	154 mg
Race G, avoine sans enveloppes	»	97 mg,	»	220 mg
Race G, orge commercial	»	89 mg,	»	240 mg.

Le détail des poids individuels ⁽¹⁾ fait conférer un caractère exceptionnel à ces maxima très élevés de la race F et à ces minima très bas de la race G. On peut supposer qu'il s'agit d'individus aberrants qui ont échappé jusqu'alors aux effets de la sélection massale qui conduisit à la séparation des deux races. A ces exceptions près, on peut donc conclure que les deux races diffèrent systé-

⁽¹⁾ Le détail de toutes les valeurs individuelles n'est donné dans ce mémoire que pour les élevages dans le froment et l'orge : voir Tableaux I, III et IV.

matiquement et de la même façon dans tous les régimes étudiés : la race F produisant partout des nymphes dont le poids est décalé de ± 50 mg par rapport à ceux de la race G. Il en est ainsi même dans l'épéautre, céréale qui admit des développements de même durée pour les deux races.

b) Classification des céréales basée sur la comparaison des poids nymphaux

En regroupant les différentes céréales suivant la même méthode statistique que précédemment, on obtient la classification présentée dans le Tableau VIII.

TABLEAU VIII

Groupement des différentes céréales d'après leur valeur nutritive en rapport avec le poids nymphal

Races F et G. (classement du groupe favorisant les poids les plus élevés au groupe favorisant les poids les plus bas)

Groupe n°	Race F	Race G
1	Grosse avoine, froment commercial, petite avoine, froment + levure	froment + levure, (poulard), froment d'hiver, froment commercial, petite avoine.
2	orge commercial, froment dur, froment entreposé, froment d'hiver, seigle	orge commercial, seigle, grosse avoine (engrain), froment dur, (amidonnier)
3	avoine sans enveloppes, épéautre, orge de printemps	orge de printemps, avoine sans enveloppes
4	avoine blanche, orge d'hiver	épéautre, orge d'hiver
5	escourgeon, millet rond	millet rond, avoine blanche
6	téosinte	escourgeon

L'ordre dans lequel les céréales viennent d'être classées diffère de ce qui fut obtenu (tableau VII) en prenant la durée du dévelop-

pement comme critère. Certes, les céréales qui favorisent les développements les plus rapides sont généralement aussi celles qui favorisent les poids nymphaux les plus élevés mais les exceptions sont nombreuses. La plus remarquable est celle de la *petite avoine* classée comme médiocre en considérant la durée du développement (tableau VII), qui devient excellente si on considère le poids nymphal (tableau VIII). On notera aussi que le *poulard* et le *froment entreposé* se classent beaucoup mieux dans le tableau VIII que dans le tableau VII. Les autres différences, moins significatives, apparaissent quand on compare les listes de moyennes figurant dans le tableau VI.

Précisons que les minimum et maximum récapitulés dans le tableau V (durées) sont toujours le fait d'individus différents de ceux qui ont fourni les minimum et maximum du tableau VI (poids). Cela confirme une conclusion déjà formulée ci-dessus ; durée du développement et poids nymphal sont deux caractères indépendants à l'échelle des comportements individuels, ce qu'on ne peut interpréter qu'en admettant l'indépendance des gènes qui déterminent chacun de ces caractères. Or nous venons de constater que le classement des céréales diffère suivant qu'on considère l'un ou l'autre critère. Ceci ne peut s'expliquer si on n'admet que les facteurs de nutrition qui affectent un aspect de la croissance (durée ou poids) n'affecte pas nécessairement l'autre.

Enfin l'ordre obtenu en considérant les poids nymphaux diffère encore pour les deux races. A côté d'une série de différences mineures, on soulignera le fait que toutes les préparations d'*avoines* se classent beaucoup mieux pour la race F que pour la race G. Cela est vrai non seulement de la préparation la plus favorable (*grosse avoine*) qui se classe première pour la race F, mais aussi pour la préparation la plus déficiente (*avoine blanche*) qui vient en fin de liste pour la race G.

Conclusions générales

1. Le régime offert aux larves de *Tenebrio molitor* (races F et G) influence les deux composantes de la courbe de croissance : durée des états larvaires et poids nymphal. Dans toutes les conditions étudiées, les valeurs individuelles enregistrées se distribuent suivant un mode gaussien. La variabilité individuelle est grande

et deux régimes différents peuvent changer considérablement les résultats, l'un accélérant les développements et favorisant des poids nymphaux élevés, l'autre retardant les développements et favorisant des poids nymphaux inférieurs. Mais ces fluctuations sur l'abscisse des courbes de Gauss restent comprises entre certains extrêmes spécifiques ou raciaux caractéristiques de la condition thermique adoptée pour les élevages (27°). Les extrêmes enregistrés dans le présent travail (différentes céréales, élevages individuels) sont analogues à ceux qui furent enregistrés dans tous nos travaux antérieurs (farine de froment avec ou sans levure, élevages en colonies, etc.) et récapitulés précédemment (J. LÉCLERCQ, 1955b). Ils s'établissent comme suit :

a) *Aucune nymphe ne peut peser moins de 40-50 mg, ni plus de 290 mg, ces extrêmes étant d'ailleurs très exceptionnels (les extrêmes du présent travail étant exactement 53 et 240 mg). Seule, la race F peut présenter des poids nymphaux minimum de cet ordre, seule la race G peut présenter des poids maximum de cet ordre.*

b) *Aucune larve ne peut se développer en moins de 11 semaines (extrême du présent travail : 74 jours). Seules, les larves de la race F peuvent présenter des développements aussi rapides. Aucune larve de la race G ne peut se développer en moins de 14 semaines (extrême du présent travail : 97 jours).*

Le maximum de la durée de la vie larvaire n'est cependant pas limité de façon aussi rigoureuse. Les développements les plus longs enregistrés jusqu'ici ont pris 439 jours (race G), 457, 472 et 682 jours (race F) mais ils furent le fait d'individus exceptionnels. Grosso modo, la durée normale de la vie larvaire ne dépasse pas 38 semaines pour la race F et 42 semaines pour la race G (1).

(1) Tenant compte de la durée normale des stades œuf et nymphe et du temps requis pour que les adultes s'accouplent et commencent à pondre (cf. S. A. ARENSEN HEIN, 1920), on peut donc affirmer qu'une population de *Tenebrio molitor* tenue à 27° C, peut toujours compter une génération au moins par an, quelle que soit la farine de céréales servant de nourriture. Il lui sera facile de présenter deux générations, mais impossible d'en compter plus de trois. On sait qu'une seule génération annuelle est possible dans les conditions thermiques extérieures les plus favorables de la zone tempérée (R. T. COTTON et R. A. St. GEORGE, 1929) et que le cycle d'une génération n'est pas ou guère raccourci dans les élevages à 30° C (S. A. ARENSEN HEIN, 1923; R. W. HOWE et H. D. BURGESS, 1953).

2 Dans tous les régimes étudiés, les larves de la race F ont fourni des nymphes pesant systématiquement moins que les nymphes de la race G (différence habituelle de l'ordre de 50 mg). Dans la plupart des régimes favorables, les larves de la race F ont aussi effectué leur croissance plus vite que celles de la race G (différence habituelle de l'ordre de 5 semaines). On peut donc conclure que les deux races ont un mode de croissance différent dans toutes les conditions et, de façon générale, les différences sont plus accusées quand les larves sont élevées isolément au lieu d'être élevées en colonies (1950, 1955_{a, b, c}).

L'analyse de courbes de croissance pondérale entreprise dans certains cas (froment, orge) a montré que la race G tend à peser plus que la race F dès le début de la vie larvaire. La différence s'accroît progressivement puis se complique d'une différence de comportement après la dixième semaine : la race G admettant une période « prénymphe » plus longue et plus variable.

Les deux races se distinguent en outre par une sensibilité différente aux conditions alimentaires présentées par les différents types de farine. La race G tire un bien meilleur profit des farines d'orges du moins en ce qui concerne les taux de mortalité et la durée du développement. La race F tire un bien meilleur profit des farines d'avoines du moins en ce qui concerne le poids nymphal et la durée du développement. D'autres différences, moins certaines, sont suggérées par l'examen comparatif des valeurs relatives aux deux races présentées dans les tableaux V-VIII. Notons aussi qu'il est probable que la race F soit plus sensible que la race G au facteur inhibiteur de la farine de maïs frais.

Ces conclusions confirment donc que les deux races diffèrent non seulement par leur équipement génétique en rapport avec le déterminisme du poids nymphal et de la taille adulte, mais aussi par toutes les particularités de leur croissance, par le déterminisme de leurs métamorphoses, et par leur métabolisme en rapport avec les conditions de nutrition.

3. Les deux races furent séparées à la suite d'opérations de sélection massale en faveur de certains poids nymphaux (1950, 1955_a). Comme ces opérations ont conduit à l'isolement de races qui diffèrent aussi par la durée des états larvaires, la courbe de croissance pondérale, etc., on doit conclure que le système polygénique qui détermine la taille détermine aussi les autres particularités

de la croissance. Mais cette conclusion indubitable à l'échelle raciale, n'est pas d'application stricte à l'échelle individuelle. L'examen détaillé de toutes les observations individuelles montre d'abord que les sujets caractérisés par un poids nymphal inférieur ne se sont pas développés plus rapidement que les autres. Dans une série d'individus classés du plus précoce au plus tardif, aucune corrélation n'apparaît si on porte en regard la série des poids nymphaux. Enfin, certains milieux nutritifs (par exemple la petite avoine) favorisent remarquablement le poids nymphal mais doivent être tenus pour médiocres si on prend la durée du développement comme critère. Les différentes céréales comparées se classent donc suivant un ordre différent suivant qu'on examine leur qualité à un point de vue ou à un autre.

On doit donc admettre que les deux caractères biotiques considérés sont déterminés approximativement par un même système polygénique à l'échelle raciale puis déterminés exactement à l'échelle individuelle par deux systèmes polygéniques indépendants.

La dualité des deux systèmes qui déterminent le poids nymphal et la durée de la croissance explique non seulement les résultats précités, mais aussi la grande variabilité qui persiste dans les populations de races sélectionnées et encore l'apparition d'individus exceptionnels remarquablement petits ou grands, ou bien remarquablement précoces ou tardifs. Ces individus exceptionnels se révèlent tels surtout dans les milieux nutritifs excellents (tendance à la précocité) et dans les milieux insuffisants (tendance au nanisme ou à l'allongement de la vie larvaire). Quand on compare des cas extrêmes comme ceux des deux larves qui effectuèrent leur croissance dans le millet, l'une en 111 jours, l'autre en 682 jours, on peut supposer que de telles différences ne trouveront d'autre explication que dans une différence de constitution génétique impliquant une différence de métabolisme.

4. Il est apparu que différents échantillons d'une même espèce de grains peuvent conduire à des résultats assez différents (tableaux I-IV). Ces différences peuvent résulter de l'entreposage des grains, facteur dont l'effet a été étudié dans un cas extrême (froment entreposé, p. 313). Elles peuvent aussi résulter d'une modification apportée par un début d'infestation par les Calandres ou autres parasites des grains. L'incidence de ce facteur peut être appréciée quand on compare les résultats favorables permis par les

échantillons d'orge commercial aux résultats médiocres ou mauvais obtenus avec des échantillons d'orges de « première qualité » (*orges de printemps ou d'hiver, escourgeon*), indemnes de jeunes Calandres. Nous avons montré précédemment (J. LECLERCQ, 1955_a) que la valorisation de l'orge infesté de *Calandra* peut être expliquée partiellement par une synthèse de substances à activité carnitinique chez les jeunes larves de ces parasites primaires.

Il s'est aussi avéré que plus un grain est dévêtu et moins il est susceptible de se classer comme favorable pour la croissance des *Tenebrio*. Aucune croissance ne put être menée à bien dans les farines d'avoine pelée, d'orge perlé ou de riz poli. Cette constatation n'étonnera aucun nutritionniste. On remarquera cependant que la conservation des vitamines agissant comme facteurs limitants peut être assurée par la simple conservation de la dernière enveloppe (qui laisse aussi le germe parfaitement indemne). En effet, la farine d'avoine « sans enveloppe » (cf. tableaux V et VI), qui était dans ce cas, s'est avérée plus favorable que la petite avoine et que l'avoine blanche pour la vitesse du développement, et plus favorable que l'avoine blanche pour le poids nymphal. Les mauvais résultats obtenus avec l'avoine blanche et le fait que la grosse avoine a été plus favorable que la petite avoine ⁽¹⁾ peuvent s'expliquer par l'élévation du taux de matières cellulosiques dans les avoines non décortiquées, à petits grains ⁽²⁾.

5. Pas plus que N. MAGIS (1954), nous n'avons réussi à mettre nos autres résultats en relation avec la composition générale des céréales (taux d'azote, lipides, amidon, hexoses, cellulose). Plusieurs déterminations du taux d'hydratation des farines en cours d'expérience n'ont pas non plus suggéré d'explication pour les classifications des céréales présentées dans les tableaux V-VIII. On peut donc supposer que le comportement des larves de *Tenebrio molitor*, comme celui des *Tribolium*, dépend bien davantage de la teneur des farines en vitamines, acides aminés et peut-être matières inorganiques.

Les informations disponibles sur la teneur des céréales en

⁽¹⁾ Sauf en ce qui concerne le poids nymphal de la race G qui fut plus élevé dans la petite avoine que dans la grosse avoine.

⁽²⁾ Le pourcentage de cellulose sans cendres de notre échantillon d'avoine blanche s'élevait à 14.25 % (N. MAGIS, 1954), soit 6 fois plus que dans l'avoine pelée.

vitamines, acides aminés et matières inorganiques sont malheureusement très incomplètes. Il est notamment impossible d'être renseigné sur la composition habituelle des grains entiers et des farines non blutées, les analyses n'ayant généralement été entreprises systématiquement que dans les cas où un intérêt d'ordre pratique (diététique, agronomique) les justifiait. De plus, on ignore tout de la teneur des différentes céréales en carnitine, vitamine susceptible d'agir comme facteur limitant dans les régimes offerts aux larves de *Tenebrio molitor*.

Le fait qu'à l'issue du présent travail, on peut classer les mêmes céréales de sept façons au moins ⁽¹⁾ fait penser que la valeur nutritive réelle des farines ne peut être appréciée définitivement en considérant un seul ou quelques constituants principaux, ou essentiels, comme on le fait d'habitude en discutant de l'utilisation des farines dans la nutrition de l'homme et des animaux domestiques. On est fondé à postuler l'intervention d'équilibres complexes entre les divers constituants essentiels, celle des composants non essentiels, et l'influence de facteurs indéterminés agissant comme activateurs, inhibiteurs, ou encore comme facteurs olfactifs ou gustatifs. Les résultats obtenus font croire que parmi ces facteurs, certains influencent la croissance pondérale active (facteur de l'orge, cf. p. 312), d'autres la durée de la vie larvaire, d'autres le déclenchement des métamorphoses et le poids nymphal, d'autres encore permettent la survie d'un plus grand nombre d'individus, favorisent la ponte, ou possèdent un pouvoir attirant ou répulsif. Les relations de ces insectes avec leur régime alimentaire sont donc très complexes, d'autant plus que les espèces et races d'insectes inféodés aux farines de céréales se comportent différemment.

Comme le souligne justement G. FRAENKEL (1953), les besoins nutritifs fondamentaux des insectes sont relativement uniformes et ne pourraient rendre compte de la complexité de ces relations. Il est d'ailleurs probable que chaque espèce de farine étudiée et classée comme favorable ou plus ou moins satisfaisante, a satisfait ces besoins fondamentaux de façon optimale ou suboptimale. Et ce qui, en fin de compte, fait que les espèces et races de *Ténébrionides* de la farine diffèrent biochimiquement, c'est sans doute leur

⁽¹⁾ Suivant qu'on considère les trois espèces de *Tribolium* (N. MAGIS, 1954) ou les deux races de *Tenebrio molitor* en prenant la durée du développement ou le poids nymphal comme critères.

sensibilité aux facteurs de nutrition non essentiels postulés ci-dessus, facteurs dont l'étude est devenue possible puisqu'on connaît à présent les normes de la croissance et la variabilité de ces insectes, la diversité de leurs comportements dans un grand nombre de régimes, et leurs besoins nutritifs fondamentaux.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. ARENDSSEN HEIN, S. A., 1920, Studies on variation in the Mealworm *Tenebrio molitor*. *J. Genetics*, **10** : 227.
2. AZAB, A. K., 1953, The effect of various types of food upon the rate of development of the larvae of *Stegobium paniceum* L. *Bull. Soc. Fouad Ier Entom.* **37** : 127.
3. COTTON, R. T. et St. GEORGE, R. A., 1929, The Mealworms. *U. S. Dept. Agric. Technical Bull.*, n° 95.
4. FRAENKEL, G., 1951, Vitamin B₁. Deficiency symptoms, methods of testing, distribution. *Federation Proc.*, **10** : 183.
5. FRAENKEL, G., 1953, The nutritional value of green plants for insects. *Trans. IXth. Intern. Congr. Entom.*, Amsterdam. **2** : 90.
6. FRAENKEL, G. et BLEWETT, M., 1943, The natural foods and the food requirements of several species of stored products insects. *Trans. R. Ent. Soc. London*, **93** : 457.
7. FRAENKEL, G. et PEH-I CHANG, 1954, Manifestations of a vitamin B₁ (carnitine) deficiency in the larvae of the Meal Worm, *Tenebrio molitor* L. *Physiol. Zool.* **27** : 40.
8. HOWE, R. W. et BURGESS, H. D., 1953, A note on the resistance of *Tenebrio molitor* L. (Col., Tenebrionidae) to tropical temperatures. *Entom. Monthly Mag.*, **89** : 4.
9. LECLERCQ, J., 1948, La proportion des sexes dans les colonies de *Tenebrio molitor* L. *Bull. Ann. Soc. Entom. Belgique*, **84** : 191.
10. LECLERCQ, J., 1950, Ecologie et physiologie des populations de *Tenebrio molitor* L. *Physiol. Compar. et Oecol.*, **2** : 161.
11. LECLERCQ, J., 1953, Mise en évidence de préférences alimentaires chez *Tenebrio molitor* L. (Coléoptère Tenebrionidae). Première note. *Arch. internat. Physiol.*, **61** : 378.
12. LECLERCQ, J., 1954, Action vitaminique de la dl-dicarnitine chez *Tenebrio molitor* L. *Arch. Internat. Physiol.*, **72** : 101.
13. LECLERCQ, J., 1955a, Nouvelles recherches sur la variabilité des *Tenebrio molitor* L. et *obscurus* F. élevés en colonies. *Physiol. Compar. et Oecol.*, **4** : 89.
14. LECLERCQ, J., 1955b, Variabilité du développement chez deux races de *Tenebrio molitor* L. élevées en colonies dans un milieu nutritif optimal. *Bull. Soc. R. Sci. Liège*, **24** : 52.
15. LECLERCQ, J., 1955c, Recherche de sous-races bionomiques chez *Tenebrio molitor* L. *Bull. Soc. R. Sci. Liège*, **24** : 60.

16. LECLERCQ, J., 1955d, Sur la valeur nutritive des farines d'orge pour *Tenebrio molitor* L. *Bull. Ann. Soc. R. Entom. Belgique*, **91** : 66.
17. LIPKE, H. et FRAENKEL, G., 1955, The toxicity of corn germ to the Meal Worm, *Tenebrio molitor*. *J. Nutrition*, **55** : 165.
18. MAGIS, N., 1954, Nutrition comparée des *Tribolium*. I. — Elevage des *Tribolium* (*Tribolium confusum* DUVAL, *T. castaneum* HERBST, *T. destructor* UYTENBOOGAART) dans seize espèces de céréales. *Bull. Soc. R. Sci. Liège*, **23** : 404.
19. MELHUS, I. E., AGUIRRE, F. et SCRIMSHAW, N. S., 1953, Observations on the nutritive value of teosinte. *Science*, **117** : 34.

TABLE DES MATIERES

	pages
RÉSUMÉ	296
INTRODUCTION	297
MÉTHODES	298
I. — VARIABILITÉ DANS LES ÉLEVAGES NOURRIS DE FARINE DE FROMENT OU DE FARINE D'ORGE COMMERCIAL	300
Commentaires	300
II. — CROISSANCE PONDERALE DES LARVES NOURRIES DE FARINE DE FROMENT OU DE FARINE D'ORGE COMMERCIAL	309
III. — INFLUENCE DE L'ENTREPOSAGE DES GRAINS	313
IV. — ÉLEVAGES PERMETTANT DE COMPARER LA VALEUR NUTRITIVE DES CÉRÉALES USUELLES	317
1. Céréales insuffisantes	317
2. Mortalité	321
3. Durée de la vie larvaire	322
4. Poids nymphal	326
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	328
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	334